ISSN 0554-2111 (Impreso) ISSN 2244-8888 (En línea)

Pittieria

40

2016 ENERO-DICIEMBRE

pp. 6—27

ANATOMÍA DE RAÍCES Y TALLOS DE ESPECIES DE *Pentacalia* CASS. (ASTERACEAE) PRESENTES EN VENEZUELA

ROOTS AND STEMS ANATOMY OF SPECIES OF *Pentacalia* CASS. (ASTERACAEAE) PRESENTS IN VENEZUELA

por

DAMELIS JÁUREGUI,
MARLENE LAPP,
PEDRO TORRECILLA
y THIRZA RUIZ-ZAPATA

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía,
Universidad Central de Venezuela.

jaureguid@gmail.com

RECIBIDO: febrero 01 de 2015 / **ACEPTADO:** octubre 15 de 2015

RESUMEN

En *Pentacalia* Cass. (Asteraceae) se incluyen aproximadamente 217 especies, de las cuales un 25 % están presentes en Venezuela, con casi un 70 % de endemismo. En este trabajo se caracterizó la anatomía de los tallos aéreos y subterráneos, así como de las raíces de diez de sus especies, con el fin de aportar información biológica útil para interpretar la adaptabilidad de dichos taxa a las condiciones ambientales imperantes en el lugar donde crecen y contribuir a su delimitación taxonómica. Se siguieron los protocolos establecidos para procesar el material vegetal hasta la obtención de láminas permanentes y semipermanentes. Entre los rasgos de interés taxonómico se pueden citar: número de arcas xilemáticas, presencia de estructuras de secreción en raíces con crecimiento secundario, características del felema, presencia de parénquima de dilatación. La capacidad de brotación de los sistemas enterrados (xilopodios, rizomas, estolones, porciones basales de tallos ortótropos), así como la acumulación de fructanos o almidón, la presencia de tejidos de protección desarrollados, sistemas vasculares capaces de asegurar la conducción de agua y de nutrimentos, son algunos de los rasgos que garantizan la supervivencia de estas especies en sus hábitats.
PALABRAS CLAVE: Estructura anatómica, estolones, raíces, rizomas, xilopodios.

ABSTRACT

Pentacalia Cass. (Asteraceae) includes about 217 species, of which 25 % are present in Venezuela with almost 70 % endemism. In this study the anatomy of the stems and underground stems are characterized as well as the roots of ten of their species, in order to provide useful information to interpret biological adaptability of these taxa to the prevailing environmental conditions in the place where they grow and contributes to their taxonomic delimitation. Established protocols to process plant material to obtain permanent and permanent plates were followed. Among the features of taxonomic interest may include: xilematic poles number, presence of secretory structures in roots with secondary growth, phellem characteristics, presence of dilatation parenchyma. Sprouting capacity of buried systems (xylopodium, rhizomes, stolons and portions orthotropic basal stems), the accumulation of fructans and starch, the presence of protective tissue developed, vascular systems capable of ensuring the supply of water and nutrients are some of the features that guarantee the survival of these species in their habitats.
KEY WORDS: Anatomical structure, stolons, roots, rhizomes, xylopodium.

INTRODUCCIÓN

Asteraceae es uno de los taxa mejor representados en la flora de los Andes tropicales, especialmente en los ecosistemas de páramo; muchos de sus géneros incluyen un importante número de especies endémicas, producto de su adaptación a las condiciones extremas de estos ecosistemas (Briceño & Morillo, 2002). *Pentacalia* Cass. tiene alrededor de 217 especies a nivel mundial (Díaz-Piedrahita & Cuatrecasas, 1999), de las cuales 49 están presentes en Venezuela (Lapp, 2014) y 34 de ellas son endémicas de este país. Las especies de este género que crecen en los páramos se caracterizan por ser arbustos o subarbustos de hojas pequeñas y coriáceas, en ocasiones con ramas escandentes; en muchos casos con estructuras subterráneas que actúan como ejes caulinares horizontales de los que surgen vástagos, las cuales han sido señaladas como del tipo estolón, rizoma o xilopodio (Díaz-Piedrahita & Cuatrecasas, 1999; Lapp, 2014).

Los estudios anatómicos foliares de especies de *Pentacalia* han aportado datos de cierta relevancia para la diferenciación taxonómica de las mismas (Jeffrey, 1987; Díaz-Piedrahita & Cuatrecasas, 1999; Escalona, 1999; Lapp *et al*., 2013; Lapp, 2014). Sin embargo, se ha prestado poca atención al estudio anatómico de tallos y raíces, órganos importantes de considerar, ya que se ha demostrado que presentan adaptaciones que facilitan la sobrevivencia de las especies en sus hábitats. Esto es de particular interés en Asteraceae, donde en un importante número de especies que crecen en el Cerrado brasileño se ha señalado la presencia de estructuras subterráneas complejas que favorecen la supervivencia de las especies bajo las condiciones edafoclimáticas imperantes en el lugar. Entre los trabajos referidos a estos aspectos se pueden citar los realizados por Vilhalva & Appezzato-da-Glória (2006), Royo-Esnal & López-Fernández (2008), Appezzato-da-Glória & Cury (2011). No obstante, no existen estudios anatómicos de tales estructuras en especies de *Pentacalia*.

Con el fin de aportar información biológica que contribuya a su delimitación taxonómica y distinguir caracteres estructurales que puedan constituir adaptaciones a las condiciones ambientales imperantes en su hábitat, se estudió la anatomía de tallos aéreos, tallos subterráneos y raíces de 10 especies de *Pentacalia*, ocho de ellas endémicas de los páramos venezolanos: *Pentacalia albiramea*, *P. apiculata*, *P. batallonensis*, *P. cachacoensis*, *P. flocculidens*, *P. imbricatifolia*, *P. pachypus* y *P. quirorana* (Briceño & Morillo, 2002, Lapp, 2014), una endémica de los páramos colombo-venezolanos, *P. andicola* y una endémica de los Andes tropicales, desde Perú hasta Venezuela, *P. reflexa* (Díaz-Piedrahita & Cuatrecasas, 1999).

MATERIALES Y MÉTODOS

El material vegetal se colectó en diferentes localidades de los Andes venezolanos **[CUADRO 1]** y los especímenes de comprobación fueron depositados en el Herbario Víctor M. Badillo (MY). Se extrajeron los sistemas subterráneos (raíces, xilopodios, rizomas, estolones y porciones enterradas de tallos ortótropos), se lavaron exhaustivamente y se subdividieron en trozos de aprox. 3 cm de largo. También se muestrearon porciones de entrenudos de ramas jóvenes aéreas, todo este material se fijó en FAA (formalina, ácido acético y etanol 70 %), hasta su procesamiento. Se realizaron secciones a mano

CUADRO 1. Especies de *Pentacalia* Cass. estudiadas e información relativa a su recolección.

ESPECIE	LOCALIDAD DE COLECCIÓN	ALTITUD, COORDENADAS Y FECHA DE COLECCIÓN	MUESTRA COMPROBANTE Y HERBARIO
P. albiramea (Cuatrec.) Cuatrec.	Estado Táchira. Municipio Sucre, alcabala de la encrucijada Queniquea-Michelena, vía Michelena hasta las antenas de Venevisión.	2.746 msnm 7°6`20.1" N 72º53`13" O 25-10-2012	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 629 **(MY)**.
P. andicola (Turec.) Cuatrec.	Estado Mérida. En los llanitos de Tabay, entrando a Piñango desde el Pico El Águila, sierra La Culata.	3.820 msnm 80º 50' 59.2" N 70º 49' 32" O 21-01-2010	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 559 (**MY**).
P. apiculata (Sch.-Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	Estado Mérida. Camino de la Laguna de Mucubají a la Laguna Negra.	3.380 msnm 8º 47' 39,1" N 70º 48' 36,7" O 19-01-10	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 542 (**MY**).
P. batallonensis (Cuatrec.) Cuatrec.	Estado Táchira. Municipio Jáuregui, entrando por Portachuelo, vía a la Laguna Grande, páramo El Batallón.	3.282 msnm 8° 8 25.8" N 71° 54 12.4"O 25-10-2012	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 624 (**MY**).
P. cachacoensis (Cuatrec.) Cuatrec.	1.- Estado Trujillo. Distrito Boconó. Parque Nacional Guaramacal. 2.- Estado Táchira. Distrito Jáuregui, vía a la Laguna Grande hasta la antenas. Páramo La Negra.	2.390 msnm 9º14'43,7" N 70º12'8.4" O 06-03-2012 3.071 msnm 8°10´46.8" N 71°55´11.4" O 25-10-2012	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 558 (**MY**). M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 627 **(MY)**.
P. flocculidens (Sch.-Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	Estado Táchira. Distrito Jáuregui., vía a la Laguna Grande hasta la antenas. Páramo La Negra.	3.030 msnm 8°10´38,8" N 71°54´3,9" O 25-10-2012	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 611 **(MY)**.
P. imbricatifolia (Sch.- Bip. ex Wedd.) Cuatrec.	Estado Mérida, desde la Laguna de Mucubají a la Laguna Negra.	3.300 msnm 8°47´18.1" N 70°48´51.3" O 21-01-2010	M. Lapp, G. Morillo, T. Ruiz, P. Torrecilla y M. Castro 553 **(MY)**.
P. pachypus (Greenm.) Cuatrec.	Estado Mérida, desde la Laguna de Mucubají a la Laguna Negra.	3.300 msnm 8°47´18.1" N 70°48´51.3" O 19-01-2010	M. Lapp, G. Morillo, T. Ruiz, P. Torrecilla y M. Castro 538 **(MY)**.
P. quirorana (Cuatrec.) Cuatrec.	Estado Táchira. Distrito Jáuregui. Portachuelo, vía a la Laguna Grande hasta la antenas. Páramo La Negra.	2.964 msnm 8º 10'40,7" N 71º 54'52,7" O 24-10-2012	M. Lapp, T. Ruiz, P. Torrecilla y J. Chávez 611 **(MY)**.
P. reflexa (HBK.) Cuatrec.	1.- Estado Mérida. Quebrada El Robo aguas arriba, San Javier del Valle, crece al borde de la quebrada en un sitio abierto y soleado a 1 km del puente aguas abajo. 2.- Estado Mérida. Ejido vía Jají, entrada al Sector Portachuelo.	2.920 msnm 8º 9'2.5" N 72º 6'50.1" O 19-01-2010 1.620 msnm 8º 33' 41,5" N 71º 16' 41,9" O 18-01-2010	M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 532 (**MY**). M. Lapp, M. Castro, P. Torrecilla y T. Ruiz 518 (**MY**).

alzada, las cuales se tiñeron con una mezcla de azul de astra-safranina (Krauss & Arduin, 1997) o con azul de toluidina acuosa (1 %) y se montaron en agua-glicerina (V:V), preparando láminas semipermanentes. En algunos casos, luego del procesamiento del material con la técnica de inclusión en parafina descrita por Johansen (1940), se prepararon láminas permanentes; las secciones se tiñeron con safranina-fastgreen (Johansen, 1940) y se montaron en bálsamo de Canadá. Se aplicaron algunas pruebas histoquímicas con el fin de detectar la presencia de almidón, grasas, lignina y fructanos; para ello se siguieron los protocolos descritos por Johansen (1940). Las láminas con secciones se observaron, analizaron y fotografiaron con ayuda de un microscopio óptico Nikon E200, con una cámara digital Evolution DC incorporada.

RESULTADOS

Todas las especies estudiadas presentan un sistema subterráneo con ejes engrosados o no ***[FIGURA 1]***, de los cuales brotan yemas y raíces, estas últimas pueden ser delgadas o gruesas. Tres de los taxones (*P. andicola*, *P. imbricatifo-*



[FIGURA 1] Vista general de los sistemas subterráneos de especies de *Pentacalia* Cass.: **[A]** *P. albiramea*, **[B]** *P. andicola*, **[C**

lia y *P. quirorana*) tienen xilopodio, de acuerdo con la definición de Appezzato da Glória (2003), probablemente de origen caulinar debido a que los elementos del protoxilema se ubican hacia el centro de la estructura ***[FIGURA 2A]***. Los xilopodios presentan forma y tamaño diferente, pero en los tres casos tienen capacidad para formar brotes y raíces adventicias. Las yemas se ubican en la porción apical del xilopodio en *P. andicola* y *P. quirorana* y dispersas en el caso de *P. imbricatifolia*; las mismas se originan en todos los casos del cambium vascular. *P. apiculata* tiene estolones enterrados superficialmente, mientras que el resto de las especies poseen rizomas; de estos tallos brotan además de raíces, un número variable de ejes caulinares ortótropos, verdes en sus porciones apicales, de contorno circular en sección transversal y sin indumento.

Todas las raíces observadas eran adventicias y de grosor variable: las delgadas relativamente escasas, con función principalmente de absorción, y las gruesas, mayormente reservantes y de anclaje, aunque en ocasiones también de absorción en las proximidades de sus ápices.



C] *P. apiculata*, **[D]** *P. batallonensis*, **[E]** *P. cachacoensis*, **[F]** *P. flocculidens*, **[G]** *P. imbricatifolia* y **[H]** *P. quirorana*.

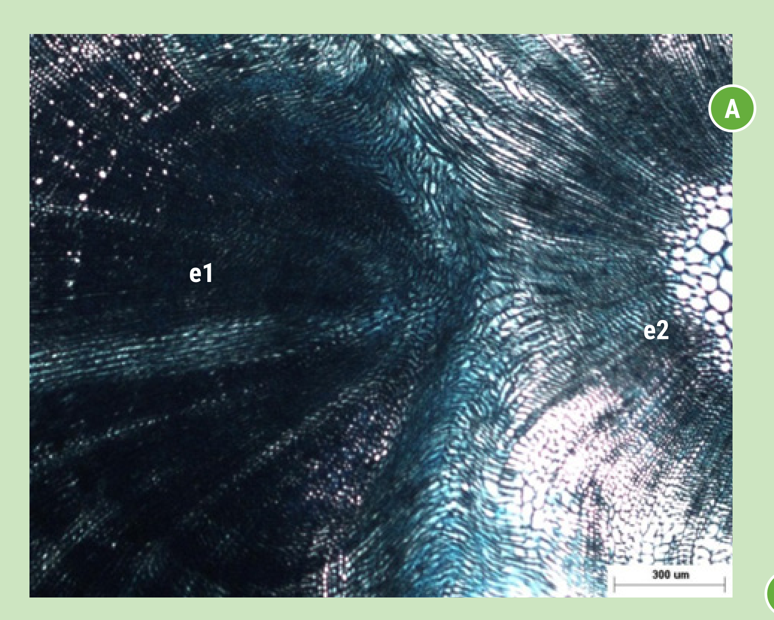
XILOPODIOS

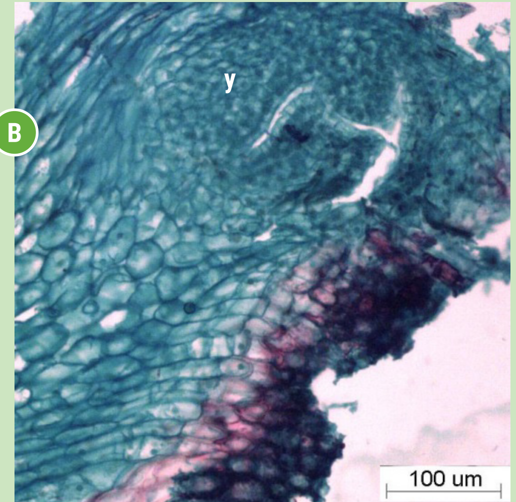
En estas estructuras son evidentes dos o más ejes caulinares [FIGURA 2A], formados en diferentes períodos de desarrollo, con la presencia de yemas, en ocasiones aun sin brotar [FIGURA 2B]. Están revestidos por peridermis con células de felema en arreglo irregular, ya que las células no se organizan en el patrón radial habitual [FIGURA 2B].

RAÍCES

Las raíces en estructura primaria muestran un arreglo histológico muy similar; no obstante, se apreciaron algunas diferencias entre las especies.

La rizodermis es uniestratificada y está constituida por células principalmente cuadrangulares, de paredes delgadas. Seis de las especies (*P. albiramea*, *P. apiculata P. flocculidens*, *P. quirorana*, *P. pachypus* y *P. reflexa*) desarrollan pelos absorbentes [FIGURA 3A, 3F] y las otras cuatro no [FIGURA 3C, 3E].





[FIGURA 2] Secciones transversales de xilopodios de [A] *P. imbricatifolia*, nótense los ejes caulinares (**e1** y **e2**), [B] *P. quirorana*, nótese **y**: yema.

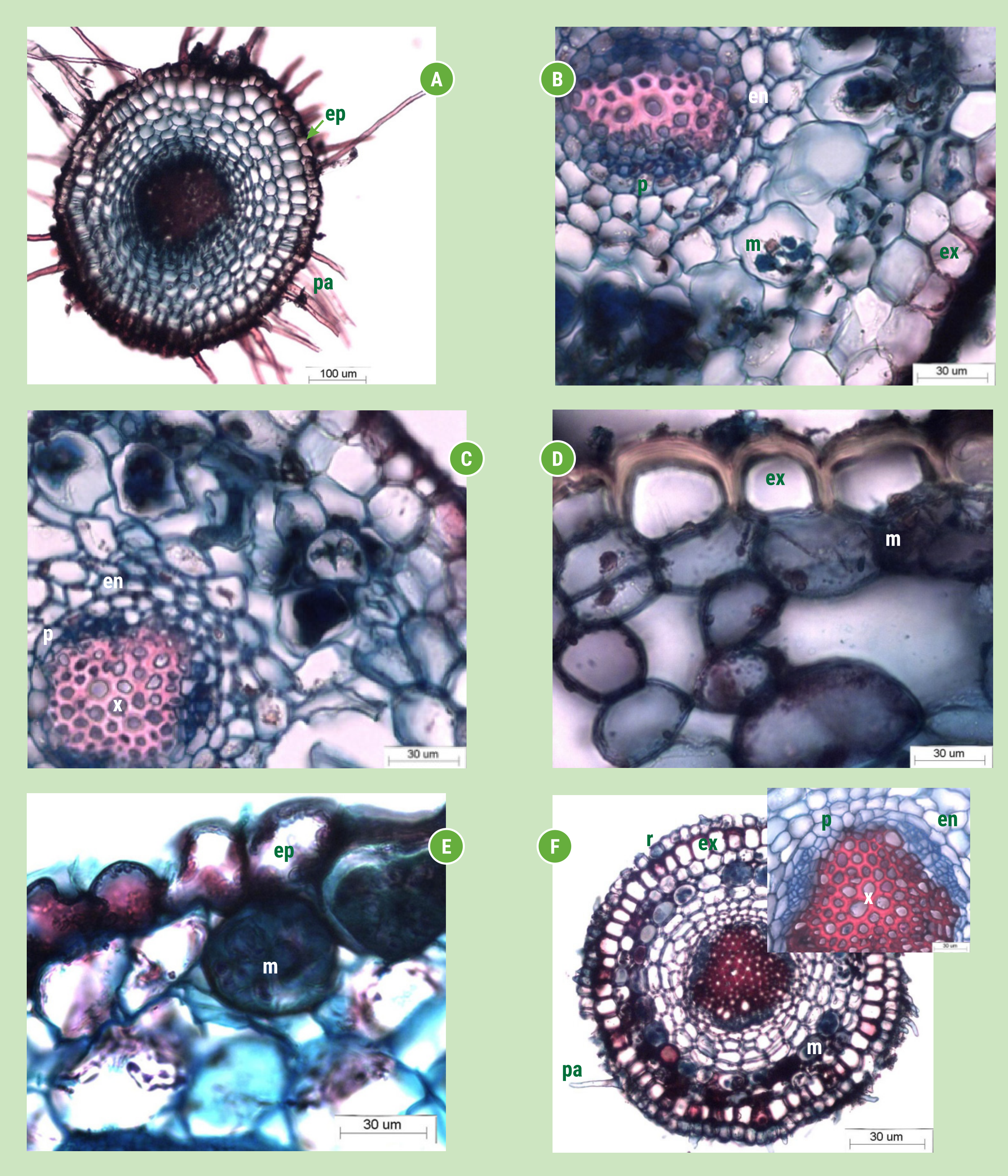
La región cortical, comúnmente, está constituida por seis capas de células; sin embargo, hay hasta ocho en *P. batallonensis* y 12 o más en *P. apiculata* y *P. reflexa* [CUADRO 2]; dicha zona está limitada externamente por la exodermis e internamente por la endodermis, ambos tejidos uniestratificados. La exodermis presenta sus paredes radiales y tangenciales externas engrosadas (forma de U invertida); el grosor es variable entre las especies, siendo mayor en *P. cachacoensis* y menor en *P. apiculata* [FIGURA 3A] y *P. pachypus* [FIGURA 3E]. Mientras que las células endodérmicas tienen paredes delgadas en todas las especies [FIGURA 3A, 3C, 3F]. Es de resaltar la organización concéntrica de las células de la corteza en *P. apiculata y P. quirorana* [FIGURA 3A, 3F], así como la presencia de amplios espacios intercelulares en *P. flocculidens* [FIGURA 3D]. Otro rasgo de interés observado es la colonización de las raíces de *P. batallonensis* [FIGURA 3B, 3C], *P. flocculidens* [FIGURA 3D], *P. pachypus* [FIGURA 3E] y *P. quirorana* [FIGURA 3F] por micorrizas endotróficas.

El cilindro vascular está limitado en todos los casos por una capa de periciclo [FIGURA 3B-C, 3F] y está formado por un haz vascular radial con un número variable de arcas xilemáticas, desde dos hasta más de siete [CUADRO 2] [FIGURA 3A, 3C, 3F]. Las células que conforman el xilema llegan a lignificar fuertemente sus paredes celulares y muestran un diámetro relativamente similar [FIGURA 3B-C, 3F]. Por otra parte, el floema se asocia a grupos esclerenquimáticos en *P. andicola*, *P. batallonensis, P. cachacoensis, P. flocculidens, P. quirorana* y *P. reflexa.*

El cambium vascular se origina de remanentes procambiales y de células del periciclo, formando células del xilema y

CUADRO 2. Algunas características anatómicas de raíces en estructura primaria de diez especies de *Pentacalia* Cass.

TAXÓN	MICORRIZAS	PELOS	CAPAS CORTEZA	N° ARCAS	ESCLERÉNQUIMA ASOCIADO AL FLOEMA
P. albiramea	-	+	6	4	-
P. andicola	-	+	6-10	2-5	+
P. apiculata	-	+	6-12	4-6	+
P. batallonensis	+	-	7-8	2-4	-
P. cachacoensis	-	+	6-8	7	+
P. flocculidens	+	+	6	3	+
P. imbricatifolia	-	-	7-8	6	+
P. pachypus	+	-	6	2	+
P. quirorana	+	+	6	3-5	-
P. reflexa	-	+	>10	4>7	-



[FIGURA 3] Secciones transversales de raíces de especies de *Pentacalia* Cass. en estructura primaria: **[A]** *P. apiculata*, **[B]** y **[C]** *P. batallonensis*, **[D]** *P. flocculidens*, **[E]** *P. pachypus* y **[F]** *P. quirorana*; **en**: endodermis, **ep**: rizodermis, **ex**: exodermis, **m**: micorriza, **p**: periciclo, **pa**: pelo absorbente, **x**: xilema.

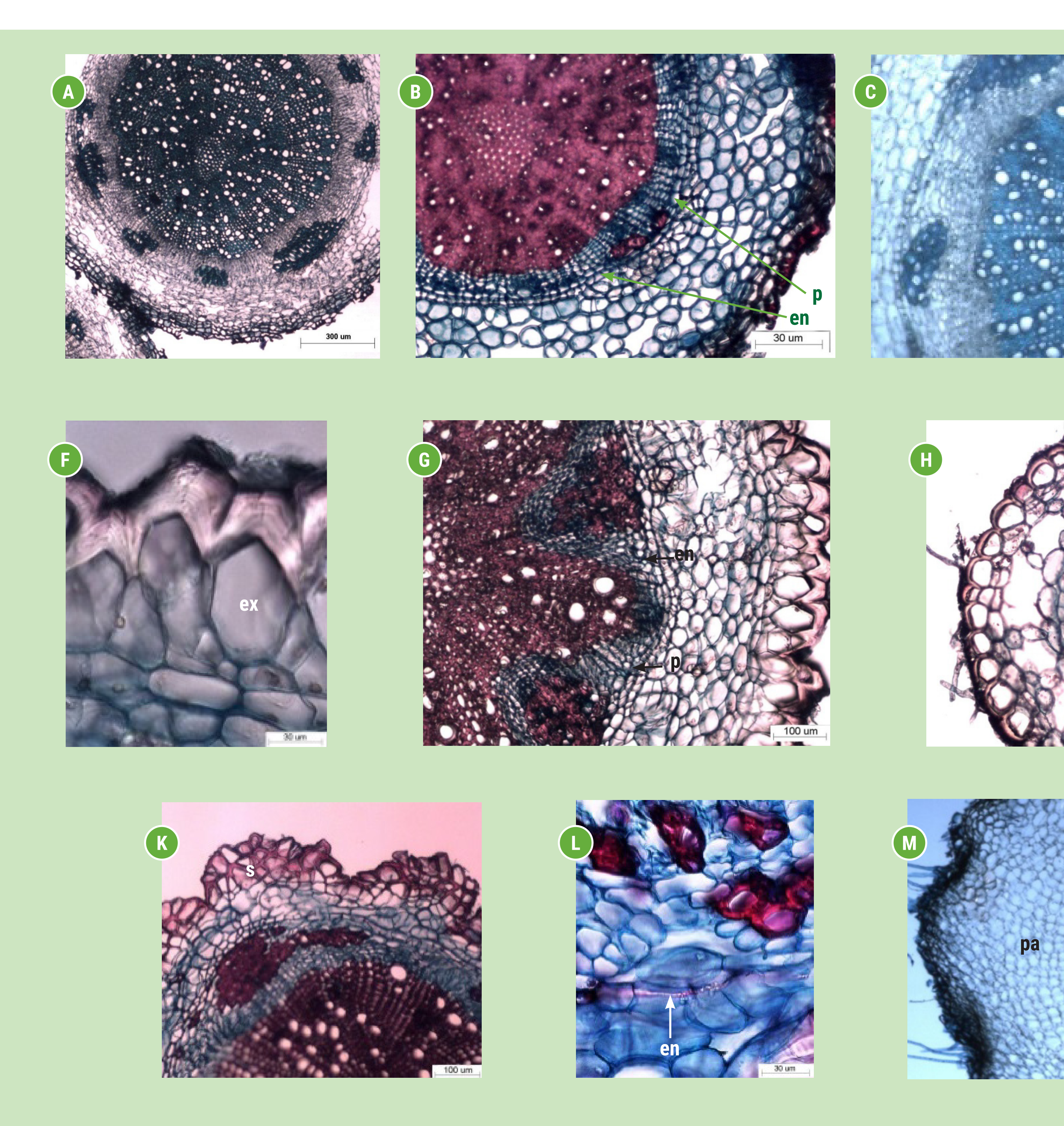
floema secundario, lo cual provoca incremento en el diámetro de las raíces. El crecimiento secundario ocurre tempranamente; sin embargo, los tejidos primarios corticales permanecen por tiempo considerable, adaptándose al aumento en grosor por la ocurrencia de divisiones en diversos planos en las células parenquimáticas, excepto en la endodermis y la exodermis, donde las divisiones son mayormente anticlinales por la formación de amplios espacios intercelulares como sucede en *P. flocculidens* **[FIGURA 4H]**. En la primera es visible la banda de Caspary **[FIGURA 4L]**.

De la primera o segunda capa por debajo de la exodermis deriva el felógeno **[FIGURA 4D]**, el cual produce células principalmente hacia afuera. No obstante, el patrón de división no es muy organizado, por lo que el tejido diferenciado, súber, muestra un arreglo irregular **[FIGURA 4A-B, 4K, 4M]**. En las especies con células exodérmicas de paredes gruesas, la diferenciación del felógeno ocurre tardíamente **[FIGURA 4F-H]**. A pesar de la producción de células vasculares secundarias, el cilindro vascular primario se mantiene por un tiempo relativamente largo e inclusive son visibles las arcas xilemáticas, sobre todo en las especies con mayor número de éstas como *P. cachacoensis* **[FIGURA 4G]** y *P. reflexa* **[FIGURA 4Ñ]**, siendo notorio en la primera de estas especies, grupos de floema/esclerénquima relativamente grandes entre dichas arcas. En varias especies es visible esclerénquima asociado al floema secundario **[FIGURA 4A, 4C, 4H, 4K, 4N]**.

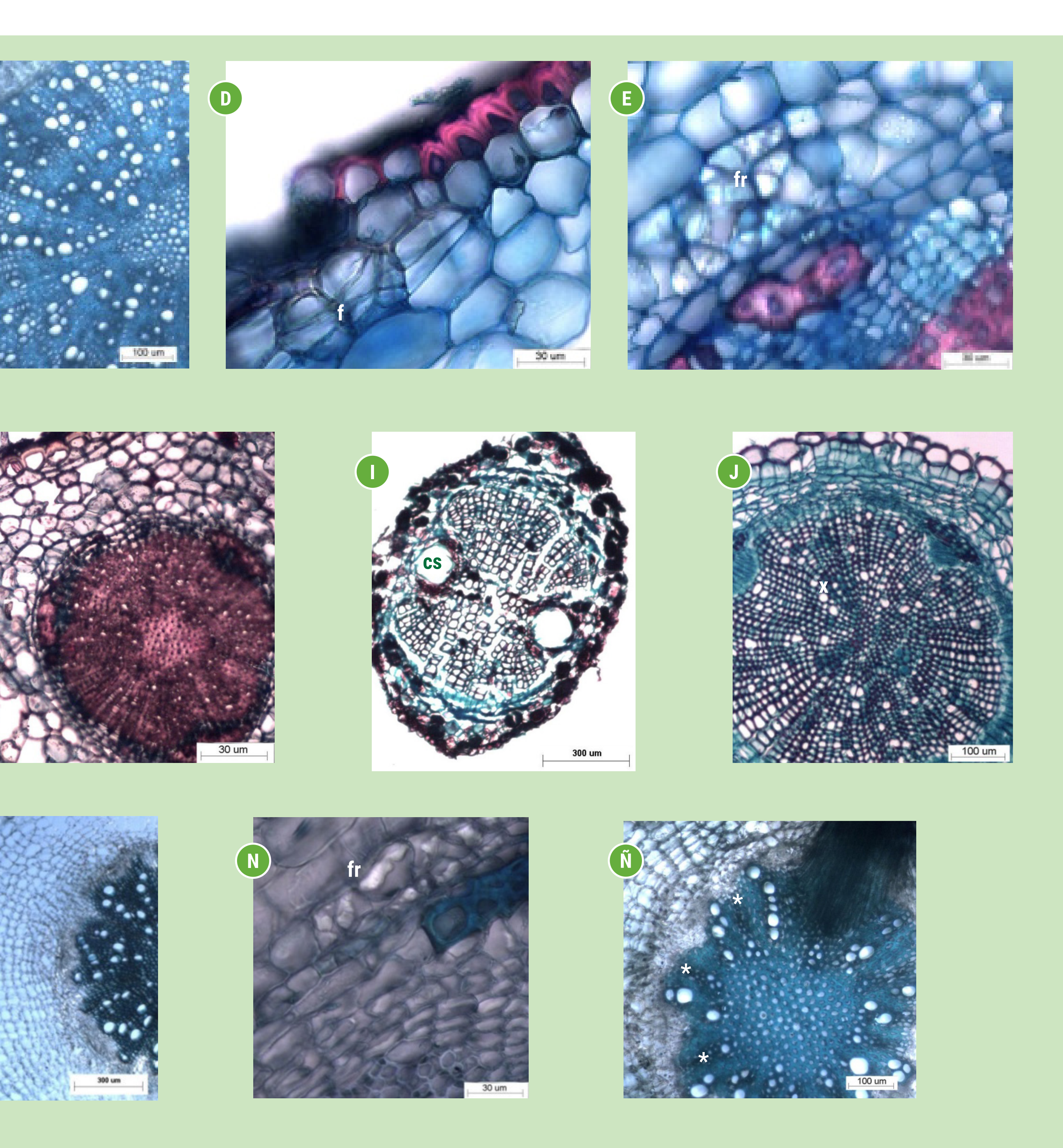
La región cortical de las raíces en crecimiento secundario permanece relativamente amplia, evidenciándose inclusiones amorfas y brillantes en *P. andicola*, *P. batallonensis* **[FIGURA 4E]**, *P. cachacoensis* y *P. reflexa* **[FIGURA 4N]**. Las pruebas histoquímicas revelaron que se trata de fructanos. En el resto de las especies se acumula almidón. Sólo en *P. pachypus* esta región es estrecha y presenta dos cavidades secretoras relativamente grandes, muy próximas al cilindro vascular **[FIGURA 4I]**.

TALLOS AÉREOS, ESTOLONES Y RIZOMAS

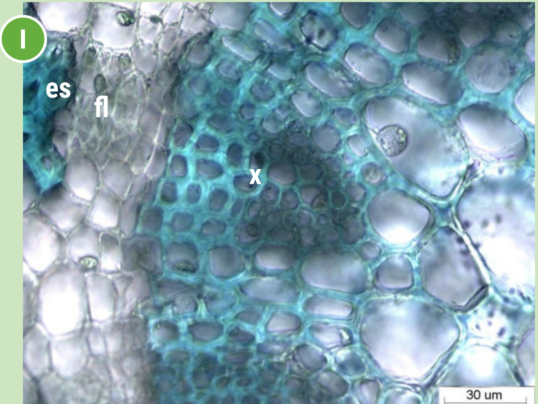
Los entrenudos apicales de tallos aéreos de las diferentes especies muestran estructura primaria o intermedia **[FIGURA 5]**. En sección transversal presentan contorno circular y se evidencia epidermis uniestratificada en todas los taxa, constituida por células cuadrangulares, de pared celular externa más cutícula ornamentada en *P. batallonensis* **[FIGURA 5E]** y gruesa en *P. andicola* **[FIGURA 5B]** y *P. flocculidens* **[FIGURA 5G]**. La región cortical está formada por un número variable de capas de colénquima y parénquima **[FIGURA 5A-G, 5J]**. Destaca la presencia de cavidades secretoras en *P. batallonensis* **[FIGURA 5E]**. Todas las especies muestran una estela típica de dicotiledónea con haces dispuestos en un anillo, interrumpido por células parenquimáticas **[FIGURA 5D-E]**; en la mayoría de ellas ocurre la diferenciación temprana tanto del cambium fascicular como del interfascicular, produciendo éste inicialmente células esclerénquimáticas **[FIGURA 5A, 5C, 5F, 5H-I]**. Los haces son colaterales abiertos, asociados con casquetes esclerenquimáticos en *P. andicola*, *P. flocculidens* **[FIGURA 5F, 5H]** y *P. imbricatifolia* **[FIGURA 5I]**. En la región central se distingue la médula, constituida por células parenquimáticas con algunas de sus células de paredes esclerosadas (*P. flocculidens*, *P. quirorana*).



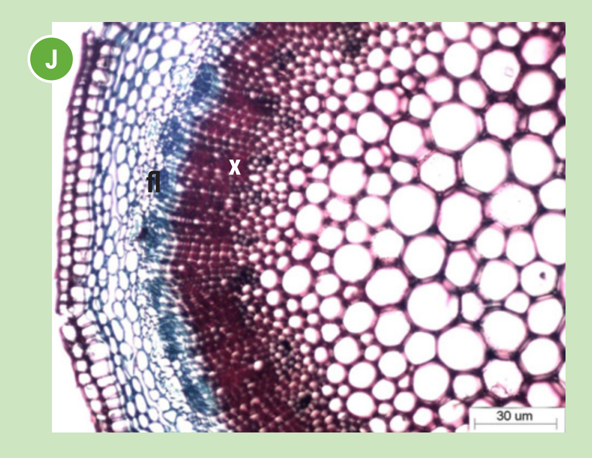
[FIGURA 4] Secciones transversales de raíces de especies de *Pentacalia* Cass. a inicios del crecimiento secundario: **[A, C]** *P.*
[M-Ñ] *P. reflexa*. **cs**: cavidad secretora, **ei**: espacio intercelular, **en**: endodermis, **ex**: exodermis, **f**: felógeno, **fr**: fructanos, **p**: per

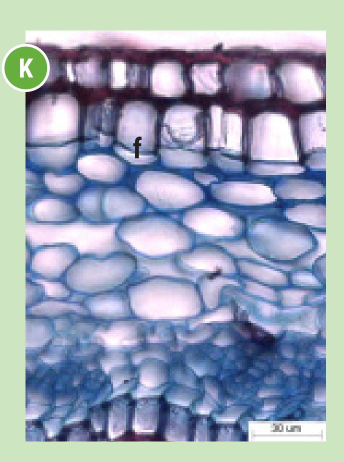


P. andicola, **[B, D-E]** *P. batallonensis*, **[F-G]** *P. cachacoensis*, **[H]** *P. flocculidens*, **[I]** *P. pachypus*, **[J-L]** *P. quirorana*,
riciclo, **pa**: parénquima, **s**: súber, **x**: xilema, * arcas xilemáticas.



[FIGURA 5] Secciones transversales de entrenudos apicales de tallos de especies de *Pentacalia* Cass.: **[A, C]** *P. albiramea*, **[D-E]** *P. batallonensis*, **[F-H]** *P. flocculidens*, **[I]** *P. imbricatifolia*, **[J-K]** *P. quirorana*. **co**: colénquima, **cs**: cavidad secretora, **cv**: cambium vascular, **ep**: epidermis, **es**: esclerénquima, **f**: felógeno, **fl**: floema, **hv**: haz vascular, **p**: parénquima, **x**: xilema.


J
fl
x
30 um

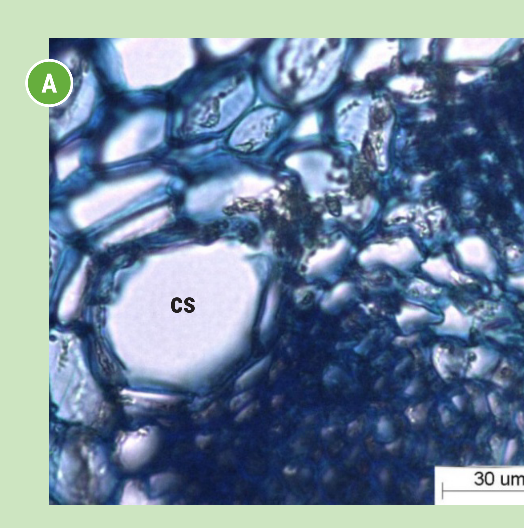

K
f

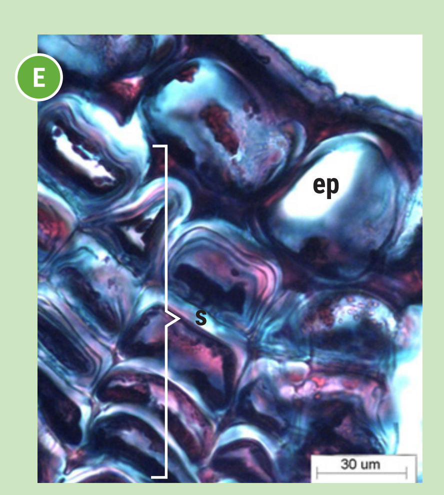
Las porciones basales aéreas y subterráneas de los tallos presentan externamente células suberificadas en un arreglo irregular (no radial) en casi todos los taxones *[FIGURA 6B-C, 6K]*; sin embargo, destacan *P. flocculidens* *[FIGURA 6E]* y *P. imbricatifolia* *[FIGURA 6D, 6G]*, ya que en ellos la organización de las células del felema es radial, no obstante, se distinguen porque en la primera especie las paredes de las células están fuertemente engrosadas y en su interior hay un contenido denso. Este tejido protector se diferencia a partir del felógeno, el cual se origina de las capas más externas de la corteza primaria *[FIGURA 5J, 5K]*.

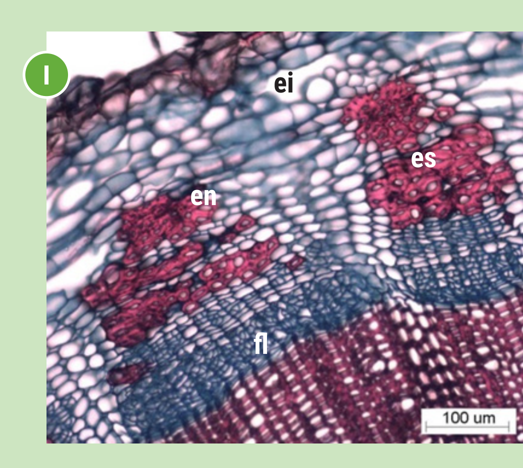
Luego del tejido protector, es evidente parénquima con células de paredes delgadas, generalmente alargadas tangencialmente o con amplios espacios intercelulares como ocurre en *P. floculidens* *[FIGURA 6F]*, *P. imbricatifolia* *[FIGURA 6D]* y *P. quirorana* *[FIGURA 6I]*. En todas las especies se presentan cavidades secretoras de diferentes tamaños, bordeadas por una capa epitelial, asociadas al floema *[FIGURA 6A,6H]*. Limitando con el tejido vascular es evidente una capa de endodermis, donde se observan puntos o bandas de Caspary *[FIGURA 6D, 6G, 6I]*.

El cilindro vascular secundario es originado por cambium en posición normal, que produce xilema y floema secundario, este último asociado a grupos de células esclerenquimáticas *[FIGURA 6B, 6D, 6H, 6K]*. Destacan *P. andicola* y *P. quirorana* *[FIGURA 6J]*, ya que la producción de tejido vascular es irregular, evidenciándose mayor proporción de xilema secundario en algunas zonas de la circunferencia del tallo. Además, se debe mencionar la diferenciación de parénquima de dilatación en *P. imbricatifolia* *[FIGURA 6D]* y *P. quirorana* *[FIGURA 6I]*. El xilema está formado por células relativamente uniformes en diámetro, con vasos apenas distinguibles del resto de las células que conforman este tejido *[FIGURA 6B, 6D, 6I-L]*. El parénquima axial y radial es abundante, presentando granos de almidón.

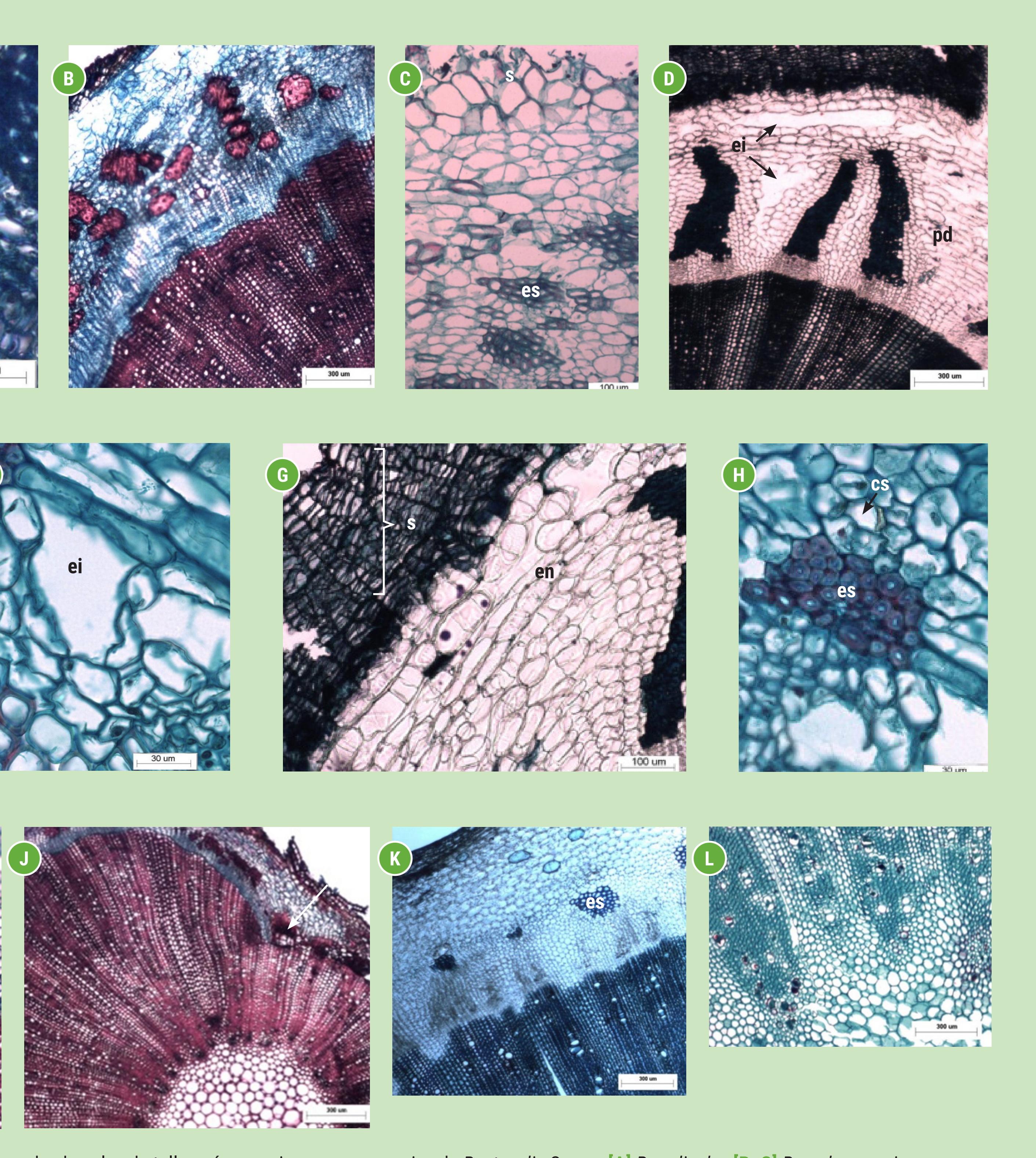
La médula está ocupada por parénquima con varias de sus células esclerosadas y con punteaduras evidentes.







[FIGURA 6] Secciones transversales de entr
[D, G] *P. imbricatifolia*, [E-F, H] *P. flocculiden*
es: esclerénquima, **fl**: floema, **pd**: parénquim



enudos basales de tallos aéreos y rizomas en especies de *Pentacalia* Cass.: **[A]** *P. andicola*, **[B, C]** *P. cachacoensis*, s, **[I-J]** *P. quirorana*, **[K-L]** *P. reflexa*. **cs**: cavidad secretora, **ei**: espacio intercelular, **en**: endodermis, **ep**: epidermis, a de dilatación, **s**: súber, **x**: xilema, **flecha**: lugar donde varía la proporción de xilema secundario.

DISCUSIÓN

La caracterización anatómica de las estructuras tanto aéreas como subterráneas revela homogeneidad entre las especies estudiadas, con unas pocas características que pueden tener valor taxonómico para la separación de algunos de los taxa. En el caso de las raíces, se puede considerar el número de arcas xilemáticas, ya que a pesar de que se ha indicado que es un carácter variable (Fitter, 1987), hay un margen de variación en algunos de estos taxones importante de considerar, por ejemplo la presencia de pocas arcas xilemáticas en algunos taxa comparado con más de cinco en otras. Variaciones en este carácter son consideradas relevantes por Toma *et al.* (2010) para separar especies de *Inula* L., e inclusive estos autores citan su valor para distinguir dos subespecies de *I. salicina* L. Sin embargo, Luque (2001) trabajando con especies de Asteraceae, sub tribu Espeletiineae, señaló que el número de polos protoxilemáticos es variable aún en la misma especie. En el presente estudio, este carácter es considerado de valor sistemático para separar las especies estudiadas.

Las estructuras secretoras han sido referidas en raíces de otras Asteraceae de la subtribu Espeletiineae (Luque, 2001) y en especies de las tribus Eupatorieae, Vernonieae y Plucheeae (Appezzato-da-Glória *et al.*, 2008). En este estudio se encontraron cavidades secretoras relativamente grandes únicamente en *P. pachypus*.

El arreglo concéntrico de las células corticales en *P. apiculata y P. quirorana*, constituyen un rasgo de interés para delimitarlas del resto de las especies de *Pentacalia* estudiadas; este arreglo no se ha mencionado antes para otras especies de Asteraceae.

No se observaron pelos absorbentes en *P. andicola*, *P. batallonensis, P. imbricatifolia* y *P. pachypus*. Se ha indicado su formación restringida en raíces que crecen en suelos con carencia de oxígeno y en aquellas colonizadas por micorrizas ectotróficas (Kerk & Sussex, 2012); no es el caso de este estudio, ya que los suelos no parecen tener restricciones en ese elemento y las micorrizas detectadas son endotróficas.

La presencia de micorrizas endotróficas en algunos de los taxa no debe ser considerado un carácter diagnóstico, ya que puede ser que las otras especies para el momento de la recolección de muestras no hayan estado colonizadas. Actualmente, se considera que la mayoría de las plantas (>80 %) forman micorrizas; sin embargo, el grado de dependencia varía entre las especies (Flores & Cuenca, 2004). Colonización micorrízica ha sido detectada en especies de Asteraceae que crecen en sabanas de arenas blancas de Pinar del Río, Cuba (Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2013); también en *Smallanthus sonchifolius* (Poepp.) H. Rob. y su pariente silvestre *S. macroscyphus* (Baker ex Baker) A. Grau (Mercado *et al.*, 2013). Machado *et al.* (2004) y Coll *et al.* (2008) señalaron que especies de plantas que tienen sistemas subterráneos formados por rizomas con raíces largas tuberosas y pocas raíces fibrosas absorbentes, frecuentemente dependen de micorrizas para una adecuada absorción de agua y minerales.

La presencia de exodermis con engrosamientos en forma de U invertida, es un rasgo común en todas estas especies de *Pentacalia* y puede tratarse de un carácter importante a nivel de género, ya que no ha sido reportado en descripciones de raíces de

otras Asteraceae (Filizola *et al*., 2003; Toma *et al*., 2010; Sidhu & Saini, 2011; Bercu *et al*., 2012), excepto en las raíces de especies estudiadas por Luque (2001). Este carácter proporciona a los tejidos internos de la raíz un mecanismo de protección, al perdurar por tiempo considerable en las especies donde la diferenciación de la peridermis ocurre tardíamente. Por otra parte, la permanencia de la endodermis y el periciclo en raíces en crecimiento secundario, también ha sido señalada en otras especies de Asteraceae como *Centaurea jacea* L. y *Onopordum acanthium* L. (Fritz & Saukel, 2011) y *Aster tripolium* L. (Bercu *et al*., 2012).

La presencia de felema delgado con células organizadas al azar y paredes poco suberificadas, observada en varias de las raíces con crecimiento secundario de los taxa estudiados, es un rasgo evidenciado en otras especies de Asteraceae, como las estudiadas por Fritz & Saukel (2011). Probablemente, las especies no invierten materia y energía en la formación de este tejido, ya que estos órganos se localizan principalmente enterrados, donde las condiciones ambientales son más estables. La diferenciación exógena del felógeno fue observada en las especies de Asteraceae caracterizadas anatómicamente por Luque (2001).

Los fructanos presentes en algunos de los taxa juegan un papel importante en estas plantas que habitan áreas con restricción de agua, ya que ellos experimentan reacciones rápidas de polimerización y despolimerización involucradas en procesos de osmorregulación (Figuereido-Ribeiro, 1993; Orthen, 2001). La presencia de estos compuestos amerita un estudio más detallado a fin de verificar su ocurrencia en una determinada etapa de desarrollo de las plantas, o en una época del año y más aún en lo referente a su composición química, ya que de otras especies de Asteraceae se extraen para su uso con fines medicinales, como sucede en especies de *Inula* L. (Toma *et al*., 2010) y taxa de la tribu Cardueae (Fritz & Saukel, 2011). Los fructanos constituyen los compuestos de reserva más abundantes, después del almidón y la sacarosa, y son particularmente abundantes en Asteraceae y Poaceae (Hendry & Wallace, 1993); se han indicado como la principal reserva de carbohidratos en sistemas subterráneos gruesos de Asteraceae en el Cerrado brasileño (Carvalho *et al*., 2007), pudiendo citar su ocurrencia en raíces tuberosas de *Smallanthus sonchifolius* (Machado *et al*., 2004), *Richterago* Kuntze y rizóforos de *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby y *V. platensis* (Spreng.) Less. (Hayashi & Appezzato-da-Glória, 2005), en raíces tuberosas de *V. oxylepis* Sch. Bip. in Mart. ex Baker (Vilhalva & Appezzato-da-Glória, 2006) y *Campuloclinium chlorolepis* Baker (Vilhalva *et al*., 2011). En las especies donde se constató su presencia siempre se presentaron en el parénquima cortical, región frecuente de localización, considerando lo observado por Appezzato-da-Glória y Cury (2011) en seis especies de Asteraceae.

Pentacalia, como otros géneros de Asteraceae, tiene sistemas subterráneos complejos vinculados en este caso con su capacidad de sobrevivencia bajo las condiciones ambientales de los páramos. Se encontraron tres especies con xilopodios, estructuras referidas por Appezatto-da-Glória (2003) como de naturaleza compleja,

consistencia rígida y capacidad gemífera, los cuales han sido descritos en otras Asteraceae, como: *Vernonia herbacea* y *V. platensis* (Hayashi & Appezzato da Glória, 2005); *V. grandiflora* Less. y *V. brevifolia* Less. (Hayashi & Appezzato da Glória, 2007); *Mikania cordifolia* L.f. Willd., *M. sessilifolia* DC, *Trixis nobilis* (Vell.) Katinas, *Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC., *V. elegans* Gardner y *V. megapotamica* Spreng. (Appezato da Glória & Cury, 2011). El resto de las especies tienen estolones o rizomas, lo cual favorece el mantenimiento de yemas en el suelo, asegurando la brotación de las mismas cuando las condiciones ambientales son adecuadas. En las especies con xilopodios, las yemas provenían del cambium vascular y no se observaron axilares. Este origen parece ser el más frecuente, ya que de cinco especies estudiadas por Appezato da Glória & Cury (2011) que desarrollan xilopodios, solo en una (*Vernonia megapotamica*) eran de este último tipo.

Las especies estudiadas muestran las porciones aéreas jóvenes de los tallos bastante similares anatómicamente; algunos rasgos diferentes son evidentes al producirse el crecimiento secundario (entrenudos basales de tallos aéreos y subterráneos), destacando la delimitación de *P. flocculidens*, *P. imbricatifolia* y *P. quirorana* por las características del felema y la presencia de parénquima de dilatación. En esta última especie, así como en *P. andicola*, llama la atención la actividad desigual del cambium vascular, el cual produce mayor cantidad de xilema o de floema en algunas porciones del cilindro vascular, generándose ondulaciones en este último. Esta actividad desigual ha sido referida para diversos taxones (Mauseth 1988) y pudiese ser una estrategia para facilitar la flexibilidad de los tallos de crecimiento plagiótropo, tal como fue señalado por Jáuregui *et al.* (2012) para *Oxycarpha suaedifolia* S. Blake.

La presencia de endodermis visible principalmente en rizomas y estolones es un rasgo relativamente frecuente; también observada por Toma *et al.* (2010) en *Inula britannica* L. y por Fritz & Saukel (2011) cuando caracterizaron estos órganos y también las raíces de diferentes especies de la tribu Cardueae; no obstante, estos últimos autores lo asocian con la presencia de ductos secretores.

El arreglo histológico de las porciones jóvenes de los tallos, así como los inicios del crecimiento secundario, coinciden con lo descrito por El-Sahhar *et al.* (2011) para *Santolina chamaecyparissus* L., Sidhu & Saini (2011) para *Silybum marianum* (L.) Gaertn. y por Bercu *et al.* (2012) para *Aster trifolium* L. Sin embargo, contrario a lo que ocurre en *Helianthus annus* (Gostin, 2009) y *Vernonia brasiliana* (L.) Druce (Filizola *et al.*, 2003), las especies de *Pentacalia* estudiadas carecen de tricomas en sus ejes caulinares.

La presencia de estructuras secretoras ha sido señalada para órganos aéreos de otras Asteraceae, validando su valor taxonómico y ecológico (Metcalfe, 1983; Harbone, 1993; Fahn, 2002). Appezzato-da-Glória *et al.* (2008) caracterizaron las estructuras secretoras presentes en los órganos subterráneos gruesos o no, de siete especies de Asteraceae, corroborando su valor taxonómico también en este tipo de órganos. Asimismo, Cury & Appezzato-da-Glória (2009) caracterizaron los espacios secretores internos en otras seis especies de Asteraceae, tomando en cuenta su ocurrencia, formación y naturaleza

química del producto secretado, destacando igualmente su importancia taxonómica.

La homogeneidad en el diámetro de las células que conforman el xilema secundario de los tallos, así como el diámetro relativamente bajo de los poros xilemáticos tanto de raíces y tallos, probablemente constituya una estrategia de estas especies para asegurar la disponibilidad de agua, al disminuir la probabilidad del embolismo. En las zonas de páramos, el agua suele ser un recurso limitado o no disponible por encontrarse en fase sólida, por lo que las plantas están sometidas a estrés por carencia de este elemento. Plantas de *Lupinus* L. creciendo a altas altitudes mostraron vasos estrechos (Briceño *et al*., 1999-2000).

La presencia de estos sistemas subterráneos (caulinares o radicales) constituye una estrategia en estas especies para garantizar su supervivencia en el hábitat donde crecen, ya que los mismos tienen características que facilitan su adecuación a los factores edafoclimáticos reinantes en el lugar, entre ellas: capacidad de brotación por presencia de yemas enterradas, acumulación de nutrimentos, tejidos de protección desarrollados, sistema vascular capaz de asegurar la conducción de agua y nutrimentos, entre otras.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2003. *Morfologia de sistemas subterráneos. Histórico e evoluçao do conhecimento no Brasil*. Ribeirão Preto. A.S. Pinto. Brasil. 80 p.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B., A.H. HAYASHI, G. CURY, M. SOARES & R. ROCHA. 2008. Occurrence of secretory structures in underground systems of seven Asteraceae species. *Bot. J. Linnean Soc*. 157: 789-796.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. & G. CURY. 2011. Morpho-anatomical features of underground systems in six Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 83(3): 981-991.

BERCU, R., M. FĂGĂRAŞ & L. BROASCĂ. 2012. Anatomical features of *Aster tripolium* L. (Asteraceae) to saline environments. *Annals of RSCB* XVII(1): 271-277.

BRICEÑO, B., A. AZÓCAR, M. FARIÑAS & F. RADA. 1999-2000. Características anatómicas de dos especies de *Lupinus* L. de los Andes venezolanos. *Pittieria* 1: 29-35.

BRICEÑO, B. & G. MORILLO. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Bot. Venez*. 25 (1): 1-46.

CARVALHO, M.A.M., L.B.P. ZAIDAN & S.M.C. DIETRICH. 2007. Growth and fructan content of plants of *Vernonia herbacea* (Asteraceae) regenerated from rhizophores. *New Phytol*. 136: 153-161.

COLL, C.M.V., M.I. MERCADO, A. GRAU & G.I. PONESSA. 2008. Morfología y anatomía foliar, caulinar y radicular de *Smallanthus macroscyphus* (Asteraceae). *Lilloa* 45: 23-33.

CURY, G. & B. APPEZZATO-DA-GLÓRIA. 2009. Internal secretory spaces in thickened underground systems of Asteraceae species. *Aust. J. Bot.* 57: 229-239.

DÍAZ-PIEDRAHITA, S. & J. CUATRECASAS. 1999. Asteráceas de la Flora Colombiana. Senecioneae I. Géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia.* Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Editorial Guadalupe. Colombia. 367 p.

EL-SAHHAR, K.F., D.M. NASSAR & H.M. FARAG. 2011. Morphological and anatomical studies of *Santolina chamaecyparissus* L. (Asteraceae). II. Anatomical characteristics and volatile oil. *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 7(6): 413-422.

ESCALONA, A.L. 1999. Anatomía foliar y del xilema de arbustos con aspecto de gimnosperma en el Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 120 p.

FAHN, A. 2002. Functions and location of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. *Israel J. Pl. Sci*. 50: 59–64. doi: 10.1560/LJUT-M857-TCB6-3FX5

FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C. 1993. Distribução, aspectos estructurais e funcionáis dos frutanos, com ênfase em plantas herbáceas do cerrado. *Rev. Bras. Fisiol. Veg*. 5: 203-208.

FILIZOLA, L., R. PIMENTEL, K. RANDAU & H. XAVIER. 2003. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Vernonia brasiliana* (L.) Druce. Lat. *Am. J. Pharm*. 22 (4): 299-303.

FITTER, A.H. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytol*. (Suppl.) 106: 61-77.

FLORES, C. & G. CUENCA. 2004. Crecimiento y dependencia micorrízica de la especie pionera y polenectarífera *Oyedaea verbesinoides* (tara amarilla), Asteraceae. *Interciencia* 29(11): 632-637.

FRITZ, E. & J. SAUKEL. 2011. Anatomy of subterranean organs of medicinally used Cardueae and related species and its value for discrimination. *Sci. Pharm*. 79: 157-174.

GOSTIN, I. 2009. Morphogenetical aspects in *Helianthus annuus* L. during the ontogenesis. *Lucrări* Ştiinţifice*, seria Agronomie* 52: 181-186.

HAYASHI, A.H. & B. APPEZZATO-DA-GLÓRIA. 2005. The origin and anatomy in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) fron the Brazilian Cerrado. *Aust. J. Bot*. 53: 273-279.

HAYASHI, A.H. & B. APPEZZATO-DA-GLÓRIA. 2007. Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). *Braz. Arch. Biol. Technol*. 50(6): 979-988.

HENDRY G.A.F. & R.K. WALLACE. 1993. The origin, distribution, and evolutionary significance of fructans. In: *Science and technology of fructans*. (M. Suzuki and N.J. Chatterton, eds.), pp. 119-139. CRC Press, Boca Raton, Florida.

JÁUREGUI, D., L. GARCÍA, P. TORRECILLA & M. LAPP. 2012. Caracterización anatómica de los órganos vegetativos de *Oxycarpha suaedifolia* S. Blake (Asteraceae), especie endémica de la planicie xerofítica costera del estado Falcón (Venezuela). *Ernstia* 22(1): 61-77.

JEFFREY, C. 1987. Developing descriptors for systematic analyses of Senecioneae (Compositae). *Bot. Jahrb. Syst*. 108(2/3): 201-211.

JOHANSEN, D. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw Hill, New York, USA. 525 p.

KERK, N. & I. SUSSEX. 2012. *Roots and root systems*. Available online. DOI: 10.1002/9780470015902.a0002058.pub2 Yale University, New Haven, Connecticut, USA.

KRAUSS, J.E. & M. ARDUIN. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR. Universidade Rural, São Paulo, Brasil. 198 p.

LAPP, M., D. JÁUREGUI, P. TORRECILLA & T. RUIZ-ZAPATA. 2013. Anatomía de la lámina foliar de diez especies de *Pentacalia* Cass. (Senecioneae-Asteraceae), presentes en Venezuela. *Ernstia* 23(1): 25-46

LAPP, M. 2014. Sistemática de *Pentacalia* Cass. y *Monticalia* Jeffrey (Asteroideae-Asteraceae) en Venezuela. Tesis doctoral. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Postgrado en Botánica. 445 p.

LUQUE, R. 2001. Cavidades secretoras en las raíces de Espeletiinae (Asteraceae). *Plantula* 3(1): 1-9.

MACHADO, S.R., D.M.T. OLIVEIRA, M.R. DIP & N.L. MENEZES. 2004. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). *Rev. Bras. Bot.* 27: 115-123.

MAUSETH, J.D. 1988. Plant anatomy. The Benjamin/Cummings Pub. Co., Inc. Menlo Park, California. 576 p.

MERCADO, M., M.V. COLL, Y.C. BRANDÁN DE WEHT, G. PONESSA & A. GRAU. 2013. Arbuscular mycorrhizal associations and dark septate endophytes in yacon (*Smallanthus sonchifolius*) and a wild relative (*Smallanthus macroscyphus*). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48 (2): 193-200.

METCALFE, C.R. 1983. Secretory structures: cells, cavities and canals in leaves and stems. Laticifers and latex. In: *Anatomy of the dicotyledons. Wood, structure and conclusion of the general introduction.* (C.R. Metcalfe and L. Chalk, eds.), pp. 64-97. Clarendon Press, Oxford.

ORTHEN, B. 2001. Sprouting of the fructan- and starch-storing geophyte *Lachenalia minima*: Effects on carbohydrate and water content within the bulbs. *Physiol. Plant* 113: 308-314.

RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, R. M., P.P. HERRERA & E. FURRAZOLA. 2013. Colonización micorrízica arbuscular en Asteraceae de las sabanas de arenas blancas, de Pinar del Río, Cuba. *Biota Neotrop.* 13(3): 136-140.

ROYO-ESNAL, A. & M.L. LÓPEZ-FERNÁNDEZ. 2008. Biología de *Oxalis latifolia*: revisión acerca de su origen, ciclo anual, características biológicas más notables y formas taxonómicas. *Agron. Mesoamericana* 19(2): 291-301.

SIDHU, M.C. & P. SAINI. 2011. Anatomical investigations in *Silybum marianum* (L.) Gaertn. *J. Res. Biol.* 8: 603-608.

TOMA, C.M.N., M. GRIGORE, E. AFEMEI & I.E. STĂNESCU. 2010. Histo-anatomical considerations on some romanian *Inula* L. species, with pharmacological action. *Analele* ştiinţifice *ale Universităţii* “Al. I. Cuza” Iaşi Tomul LVI, fasc. 1, s.II a. Biologie vegetală: 5-13.

VILHALVA, D.A. & B. APPEZZATO-DA-GLÓRIA. 2006. Morfoanatomia da raiz tuberosa de *Vernonia oxylepis* Sch. Bip. in Mart. ex Baker–Asteraceae. *Acta Bot. Bras.* 20(3): 591-598.

VILHALVA, D.A., L. ANGELO, A. CORTELAZZO, M.A. CARVALHO & R. FIGUEIREDO-RIBEIRO. 2011. Histochemistry and ultrastructure of *Campuloclinium chlorolepis* (Asteraceae) tuberous roots accumulating fructan: evidences of functions other than reserve carbohydrate. *Aust. J. Bot.* 59(1) 46-52.